

## LA DISTRIBUTION DES AMPHIBIENS ET LES TRANSLATIONS CONTINENTALES

par R. F. LAURENT

Comme chacun sait, après avoir été si énergiquement combattue qu'elle en paraissait moribonde et dépassée, la théorie de Wegener connaît depuis une vingtaine d'années un renouveau si puissant et si persuasif que c'est en l'ignorant, ou pis encore, en la combattant, qu'on court aujourd'hui le risque de paraître vraiment très mal informé. Pourtant, elle n'a pas encore totalement gagné la partie. Darlington (1965), par exemple, tout en ayant finalement admis, et bien à contre-cœur, que l'Atlantique n'avait sans doute pas toujours existé, n'est pas du tout disposé à croire que les autres terres australes, à savoir l'Australie, la Nouvelle Zélande, l'Antarctique, l'Inde et Madagascar, aient pu aussi faire partie d'un seul continent avec l'Afrique et l'Amérique du Sud. Dans la belle synthèse éditée par Fittkau et consacrée à ce dernier continent, Martin (1968) se montre également des plus réticents. Plus embarrassante est l'opinion de Audley-Charles (1966) pour qui les relations entre l'Australie et l'Asie n'auraient pas fondamentalement changé depuis le Trias, ce qui est en désaccord absolu avec la dérive des continents, ou tout au moins de l'Australie, car on peut très bien concevoir une dérive Africano-brésilienne étayée par tant d'arguments, contrastant avec une relative fixité de l'Australie. Mais ces positions discordantes sont des exceptions. La majorité des auteurs croient fermement aujourd'hui à la dérive des continents et certains vont jusqu'à une sorte de dogmatisme qui les conduit à traiter avec une sévérité sans doute un peu excessive, ceux de leurs collègues qui n'ont pas le bonheur d'être entièrement d'accord avec eux. Au sein de cette quasi unanimité, il subsiste cependant d'assez notables divergences d'opinion. On peut croire avec Melville (1966) que la Malaisie et la partie occidentale de l'Indonésie ont fait partie du continent de Gondwana, ou on peut laisser ce point dans une prudente obscurité. Pour certains, la dislocation de la Pangée ou du continent de Gondwana date du Permio-Carbonifère, tandis que pour d'autres, notamment Brundin (1966), la séparation complète et définitive de l'Afrique et de l'Amérique ne s'est réalisée qu'à la fin du Crétacé. Ces divergences ont évidemment leur importance. La probabilité d'échanges africano-brésiliens aysnt contribué à donner son caractère à la faune actuelle, est certainement beaucoup plus grande si un contact existait encore à la fin du Crétacé que s'il s'était rompu déjà au Jurassique. Enfin, puisqu'on a justement souligné l'importance des méthodes de dispersion au-delà des océans, notamment pour le peuplement de Madagascar, pour l'invasion de l'Amérique du Sud par les Rongeurs Caviomorphes, les Singes et les Procyonides, il convient de souligner un fait quelque peu négligé, c'est qu'avant d'être large, l'Océan Atlantique fut étroit, comme la mer Rouge, et que dans le passé, les chances de migration trans-atlantique ont dû être plus grandes qu'aujourd'hui, et qu'elles ont même dû être très grandes au Crétacé et au début du Tertiaire et peut être tout aussi grandes que celles des migrations d'Amérique Centrale à l'Amérique du Sud avant la formation de l'isthme de Panama. Comme en présence d'opinions si divergentes et d'arguments si nombreux et souvent contradictoires, il m'a paru difficile de choisir, j'ai pris le parti d'adopter comme hypothèse de travail, la reconstitution préconisée par Dietz et Holden (1970) et de voir comment on pouvait se représenter sur cette base, la distribution des Amphibiens (quite à suggérer çà et là une modification éventuelle pour rendre compte de certaines particularités, inexplicables autrement).

## APODES

Le seul fossile que l'on connaisse de ce groupe ne nous apprend pas grand chose de son passé. Il vient d'un gisement éocène brésilien (Estes, in litt.) et semble voisin de *Geotrypetes* qui est un genre africain. Ceci s'accorde avec l'idée d'une lignée gondwanienne suggérée aussi par la distribution actuelle à peu près cosmotropicale, mais il ne faut pas oublier qu'on pourrait en dire autant des Tortues Pleurodires, si on n'en connaissait pas de nombreux fossiles de contrées laurasiennes.

## URODELES

La distribution actuelle et les données paléontologiques s'accordent pour leur indiquer une origine et un épanouissement presque strictement laurasiens. Bien que les Hynobiidae soient quasi exclusivement asiatiques à présent, il est probable qu'ils ont joué d'une distribution holarctique au début de l'évolution des Urodèles, c'est à dire probablement au Triasique. C'est du moins ce qu'on peut supposer, puisqu'ils sont les plus primitifs, mais aucun fossile ne confirme cette hypothèse. Les Cryptobranchiidae sont connus depuis l'Oligocène en Europe et s'y sont éteints apparemment au Pliocène ou à la fin du Pliocène. Ils ont pu apparaître très longtemps avant l'Oligocène, mais il se pourrait aussi qu'ils représentent un rejeton tardif des Hynobiidae. Les Ambystomidae sont connus avec doute depuis le Paléocène, avec certitude depuis l'Éocène ; aucun fossile incontestable ne prouve qu'ils aient vécu en Europe, mais c'est fort probable puisqu'ils représentent un niveau évolutif plus avancé que celui des Hynobiidae, mais moins que celui des Salamandridae, lesquels sont un groupe eurasiatique. Puisque les Salamandridae en sont apparemment issus (sinon l'acquisition d'un spermatophore aurait dû se produire deux fois (1), ce qui paraît peu vraisemblable), et que leurs fossiles sont au moins aussi anciens (*Koaliella* du Paléocène et *Polysemia* du Crétacé, mais avec doute), on peut bien avancer sans grand

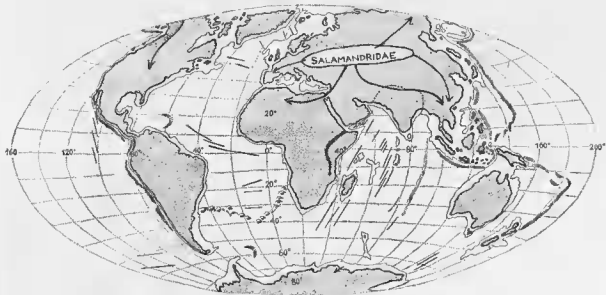


FIG. 1. — Origine et migrations probables des Salamandridae. Disposition actuelle des continents (d'après Diets et Holden, 1970).

(1) Toutefois, la découverte de spermatophores avec fécondation externe chez *Ranodon sibiricus* (Bannikov, 1958), ce qui est pour le moins inattendu, permet d'envisager, avec Wake (1964), une dérivation directe des Salamandridae à partir des Hynobiidae, sans passer par les Ambystomidae, hypothèse d'ailleurs plus satisfaisante du point de vue zoogéographique.

risque d'erreur que les Ambystomidae datent au plus tard du Crétacé et sont probablement plus anciens encore. Un travail extrêmement intéressant de Salthé et Kaplan (1966) en situe même l'origine au Trias par implication. Localiser cette origine est plus difficile, mais l'Amérique où ils sont restés nombreux est une hypothèse plausible. Pour les Salamandridae (Fig. 1), la chose est assez claire, ils sont d'origine paléarctique, région où ils sont nombreux et ont envahi la zone néarctique au plus tard à l'Oligocène (*Taricha*).

Trois familles néoténiques, les Amphiumidae, les Proteidae, et les Sirenidae ont été jadis considérées comme issues des Salamandridae (Noble 1931), mais on a découvert que ces groupes sont assez bien représentés dans les gisements anciens : les Proteidae, semble-t-il, depuis le Jurassique supérieur, les Sirenidae et les Amphiumidae depuis le Crétacé supérieur. Ceci suggère une origine plus archaïque, probablement ambystomienne pour les Amphiumidae qui ne semblent pas avoir vécu en Europe et pour les Proteidae dont on ne saurait localiser l'origine, et même hynobienne ou cryptobranchienne pour les Sirenidae qui semblent n'avoir jamais vécu qu'en Amérique du Nord. D'autres hypothèses sont défendables. Salthé et Kaplan (1966) ont observé des analogies enzymatiques entre les Amphiumidae et les Plethodontidae. Et les Proteidae, quoique très anciens, ont un comportement sexuel semblable à celui des Tritons.

Restent les Plethodontidae. Déjà en 1947, j'ai montré comment leur dentition vomérienne s'opposait à une dérivation à partir des Salamandridae ; Wake (1966) a également conclu que les Plethodontidae se rapprochent davantage des Ambystomidae et sont donc plus primitifs que les Salamandridae à divers égards. L'effervescence évolutive de cette famille est encore considérable. Les milieux montagneux d'Amérique Centrale ont manifestement stimulé de nombreuses spéciations et il en fut de même de l'invasion de l'Amérique du Sud qui est peut-être antérieure au Pléistocène et est allée jusqu'en Bolivie, voire même dans le Nord-Ouest Argentin. On pourrait croire à un groupe exclusivement américain si les formes européennes du genre *Hydromantes* ne nous proposaient l'une des plus grandes énigmes zoogéographiques. Cependant, puisque d'après Salthé et Kaplan, les Plethodontidae existaient au Crétacé (ce qui est d'ailleurs confirmé par la présence du genre fossile *Prodesmodon* dans le Crétacé inférieur du Texas) et qu'en ce temps-là, d'après les cartes de Dietz et Holden, le Groenland jouissant d'un climat moins rigoureux qu'aujourd'hui, unissait encore l'Europe au Canada, il semble qu'on puisse, sans verser dans la témérité, supposer que certains Plethodontidae n'ont eu aucun mal à envahir au moins l'ouest de la zone paléarctique à la fin du Mésozoïque (Fig. 2). Wake (1966) suggère cependant une invasion paléarctique par la voie classique de l'isthme de Bering, tout au début du Tertiaire, ce qu'on peut cependant estimer moins probable, vu la quantité massive d'extinctions qu'elle postule en Asie.

## ANOURES

La découverte de *Triadobatrachus massinoti* dans le Trias inférieur de Madagascar ne nous apprend pas grand-chose quant au lieu d'origine des Anoures. Les Proanoures ont pu être localisés, gondwanien ou cosmopolites. Il y eut nécessairement des échanges faunistiques et par conséquent des contacts, entre le continent gondwanien et la Laurasie, au plus tard vers la fin du Trias, puisque des Métoposauriens et des Phytosaures, réputés laurasien, ont été récemment découverts dans l'Inde et des Phytosaures à Madagascar. En outre, au Jurassique, nous trouvons les Anoures aussi bien au Nord qu'au Sud, mais fait remarquable, ils appartiennent à des familles différentes. Au Sud, nous trouvons deux genres patagoniens, *Vieraella* et *Notobatrachus* qui appartiennent à la famille des Ascaphidae, la plus primitive des familles qui existent encore et qui est représentée aujourd'hui par deux genres : *Liopelma*, seul Amphibien de Nouvelle Zélande et *Ascaphus* du Nord-Ouest des États Unis. Au nord, nous trouvons *Eodiscoglossus* en Espagne, appartenant comme son nom l'indique à la famille à peine moins primitive des Discoglossidae. Or, tous les fossiles ultérieurs de cette famille, du Crétacé et du Tertiaire, de même que les quatre genres survivants sont laurasien. Morescalchi (1973) dont les recherches sur le caryotype des Amphibiens, sont infiniment précieuses pour la compréhension de leur phylogénèse, considère évidemment les Discoglossidae comme une lignée laurasienne et les Ascaphidae comme une lignée pangéenne. Estes et Reig (1973) croient ces derniers plutôt gondwanien et attribuent la

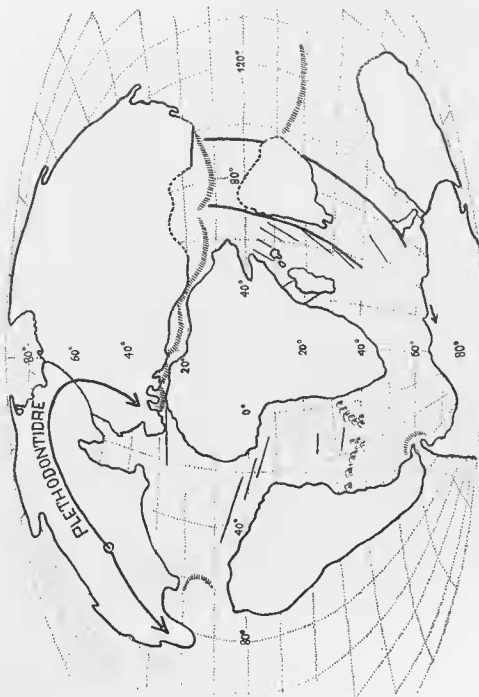


FIG. 2 — Origine et migrations probables des Plethodontidae. Disposition des continents à la fin du Crétacé (d'après Dietz et Holden, 1970).

présence d'*Ascaphus* dans l'hémisphère Nord à une migration ultérieure. Comme nous le verrons, l'existence d'autres exemples de complémentarité nord-sud dans les Anoures mésozoïques, suggère qu'Estes et Reig ont raison, que les Aescaphidae ont pu s'épanouir dans les terres gondwanienncs saulement et qu'*Ascaphus* s'est infiltré en Amérique du Nord plus tard, par exemple au moment de la mise en place des premiers Mammifères néotropicaux (fig. 3).

Bien que les Pipidae ne soient connus qu'à partir du Crétacé (Israël, Afrique du Sud, Argentine), leurs caractères à la fois très primitifs et spécialisés suggèrent, comme l'a fort bien démontré Nevo (1968) une lignée indépendante très ancienne, certainement déjà florissante au Jurassique. D'ailleurs, l'enquête sérologique de Salthe et Kaplan situe la divergence Pipidae-Ranidae au début du Jurassique. Il fut un temps où la distribution africano-brésilienne<sup>1</sup> des Pipidae ne paraissait pas particulièrement significative. Les Tortues Pleurodires de la famille des *Plommodusidae* qui ont aujourd'hui la même distribution, n'ont-elles pas de nombreux fossiles holarctiques ? Cependant, les fossiles authentiques de Pipidae, même ceux d'Israël, sont tous gondwanienncs. Or, on ne manque pas de gisements favorables dans les continents laurasiens, bien au contraire. Depuis l'Éocène jusqu'au Pliocène, on y a trouvé des Anoures très particuliers, autrefois classés auprès des Bufonidae parce qu'ils sont proceoles, mais en réalité très semblables aux Pipidae par leur adaptation à la vie aquatique : ce sont les *Palaesolatrachidae*, famille apparemment vicariante des Pipidae en Laurasia comme l'indique la découverte, encore mal établie malheureusement, d'autres fossiles laurasiens au Crétacé et même au Jurassique (Estes et Reig, 1973), (fig. 3).

Enfin, une troisième vague de groupes vicariants semble s'être déjà dessinée à la fin du Jurassique, si nous devons en croire Salthe et Kaplan (1966). Les *Pelobatidae*, bien connus seulement depuis l'Éocène et avec doute, depuis le Crétacé, ont dû dériver des *Discoglossidae* longtemps auparavant. Aucun des fossiles ni des genres vivants n'ayant été trouvé dans les terres méridionales<sup>2</sup>, il est fort probable que les *Pelobatidae* représentent une troisième lignée laurasienne. Lynch (1971) croit cependant que certains *Pelobatidae*, les *Megophryinae*, ont envahi les continents gondwanienncs par l'Espagne et l'Afrique au début du Jurassique pour y donner naissance aux *Leptodactylidae*. C'est certainement possible car le saut entre les *Aescaphidae* et ces derniers est considérable et les *Megophryinae* font un « missing link » très convenable. Cependant le parallélisme évolutif est si répandu chez les Anoures qu'on ne peut considérer l'hypothèse de Lynch comme nécessaire.

Les *Leptodactylidae* sont sans doute une troisième lignée gondwanienne (fig. 3). Il y a des fossiles du Paléocène brésilien, de l'Oligocène argentin et *Indobatrachus* de l'Éocène indien. D'autres fossiles du Crétacé nord-américain sont à présent considérés comme douteux (Estes 1970). La distribution actuelle est typiquement gondwanienne mais divisée en trois groupes géographiques bien différenciés, ce qui confirme l'antiquité de la famille : un australsien avec les sous-familles *Myobatrachinae* (dont *Indobatrachus* est un représentant) et *Cycloraniinae*, un groupe sud-africain avec la sous-famille *Heleophryinae* (genre unique *Heleophryne*) et un groupe sud-américain avec les sous-familles *Ceratophryinae*, *Telmatobatinae*, *Leptodactylinae* et *Elosiinae*. Quelques genres ont envahi le sud de l'Amérique du Nord mais ce n'est probablement qu'une émigration récente d'ailleurs tenue en respect par les *Ranidae* néarctiques. Selon Morescalchi (in litt. et 1973) les *Ceratophryinae* sont très proche des *Pelobatidae*, au point de vue cryologique<sup>3</sup>, de telle sorte que plus encore que les autres *Leptodactylidae*, ils méritent d'être considérés comme vicariants gondwanienncs des *Pelobatidae*. On en fait parfois une famille séparée, bien inutilement selon Lynch. Ils ont aussi des traits primitifs dans leur morphologie et d'autres caractères qui, sans être réellement primitifs, s'observent également chez les *Pelobatidae* : ce sont la tendance à l'ossification du crâne et les mœurs fouisseuses.

1. Les distributions de ce type (africano-brésilien) s'accordent avec la chronologie de Valencia, Emberton et Viles (1971). Selon ces auteurs, la séparation du continent de Gondwana en deux blocs (africano-brésilien et indo-austral) antarctique) daterait du Permien. Les Pipidae qui ne sont certes pas aussi anciens n'ont peut-être jamais existé dans le partie orientale du continent de Gondwana, mais on ne saurait en dire autant des *Aescaphidae* ni des *Leptodactylidae*. Ainsi y a-t-il lieu de croire que ces deux nouveaux continents ont quand même longtemps conservé certaines connexions ou tout au moins sont restés très proches l'un de l'autre, au moins en un point jouissant d'un climat suffisamment favorable jusqu'au début du Crétacé.

<sup>2</sup> On peut émettre les *Scoglossinae* probablement apparentés aux *Leptodactylidae*.

<sup>3</sup> Cependant la sérologie ne confirme pas ces affinités (Caci, dans ce même colloque).

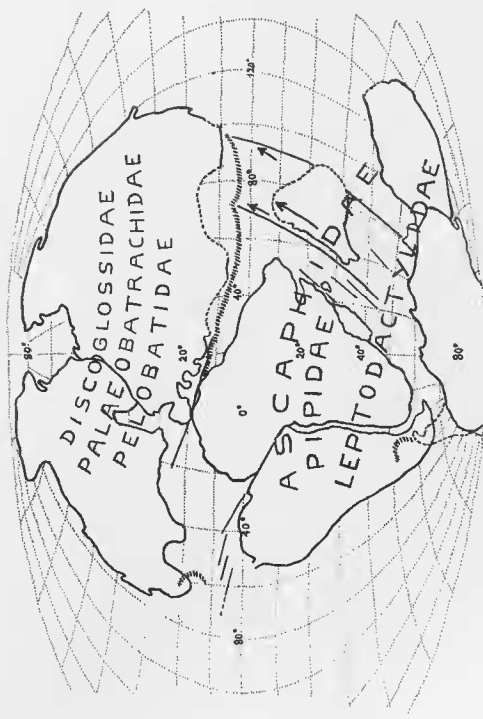


Fig. 3. — Distribution probable de six familles primitives d'Anoures au Mésozoïque. Disposition des continents à la fin du Jurassique (d'après Dietz et Holden, 1970).

Toutefois, si ces particularités suggèrent une origine jurassique, contemporaine de celle des Leptodactylidae, sinon plus ancienne, les fossiles ne datent que du Pliocène, peut-être du Miocène et rien n'indique que la famille ait jamais vécu ailleurs qu'en Amérique du Sud. Pour en terminer avec les groupes archaïques, il faut enfin citer les Rhinophryinae. On les a rapprochés des Pipidae, surtout à cause de leur larve à spiraculum double, mais Nevo (1960), non sans raison, leur attribue une origine indépendante, remontant même aux Proanoures, ce qui est peut-être faire de leur un peu trop belle au parallélisme évolutif. Quoiqu'il en soit, la larve, paléontologiquement connue depuis l'Éocène, est évidemment beaucoup plus ancienne, au moins Jurassique, et semble n'avoir jamais vécu qu'en Amérique du Nord.

Un caractère éthologique déparage à peu près les groupes archaïques antérieurs au Crétacé des familles modernes : c'est l'amplexus. Il est lombaire chez les espèces survivantes de la plupart des groupes que nous avons considérés jusqu'ici, c'est à dire toutes les premières familles jusqu'aux Pelobatidae inclusivement, chez les Heleophryinae, les Leptodactylidae australasiens, mais non chez les Ceratophryinae. Chez les familles modernes, il est axillaire mais peut redevenir secondairement lombaire, par exemple chez *Chrysobatrachus* (Laurent 1952).

Les groupes anciens ont également une distribution dispersée de type relictuel. Ceci est particulièrement évident pour les Ascophidae, les Discoglossidae et les Pelobatidae, mais s'applique parfaitement aux autres groupes. Les Ceratophryinae en Amérique du Sud et les Heleophryinae en Afrique sont sans doute des survivants eux aussi. Cependant, les Leptodactylidae en général et surtout dans la région néotropicale, ont l'abondance et la diversité des groupes en expansion.

À partir du Crétacé, les conditions changent. Le continent de Gondwana n'est en grande partie disloqué. L'Océan Atlantique s'est formé, bien que selon divers auteurs une communication ait subsisté longtemps entre le Brésil et la Guinée et surtout entre l'Amérique du Nord et la Scandinavie. La Mer Thetys s'est rétrécie vers l'est. La dispersion semble être restée facile dans l'hémisphère Nord, mais beaucoup plus difficile dans l'hémisphère Sud. D'autre part, à certains moments sûrement, des échanges assez importants ont pu se faire entre les continents méridionaux et les continents septentrionaux :

- 1) entre l'Amérique du Sud et l'Amérique du Nord puisque les Pleurodires apparaissent des deux côtés.
- 2) entre l'Afrique et l'Eurasie puisque toutes deux hébergent des Mammifères.
- 3) entre l'Asie et l'Inde qui a dû arriver à destination vers cette époque ou n'en était plus bien loin, contrairement à ce que montrent les cartes de Dietz et Holden.

C'est fort probablement au Crétacé que sont apparues les familles modernes. Elles ont toutes une distribution compacte et la plupart se sont largement répandues à la surface du globe, dans la mesure où les continents leur étaient physiquement et écologiquement accessibles. C'est à dire qu'elles ont utilisé les isthmes, traversant parfois sur des îles flottantes, des bras de mer comme le canal de Mozambique ou même peut-être des étendues marines un peu plus vastes quand les courants s'y prétaient. Il fallait aussi qu'elles ne se heurtent pas à des équivalents écologiques fermement installés et donc inexpugnables.

Il fut un temps où je m'étais imaginé que les Leptodactylidae avaient été cosmopolites et avaient donné naissance à au moins une famille moderne dans chaque continent : les Hylidae et les Dendrobatidae en Amérique du Sud, les Bufonidae en Amérique du Nord, les Microhylidae en Eurasie, les Ranidae en Asie tropicale, les Hyperoliidae en Afrique et d'autres Hylidae, en réalité une autre lignée, en Australasie. Si les Leptodactylidae n'ont pas été cosmopolites mais seulement gondwaniques, les Bufonidae n'ont pu apparaître en Amérique du Nord ni les Microhylidae en Eurasie et l'origine malaise des Ranidae devient problématique. Peut-on imaginer qu'ils aient été des groupes nordiques, issus de Pelobatidae plutôt que de Leptodactylidae ? J'ai aussi caressé cette chimère, du moins pour les Ranidae, mais tant les recherches de Sulthe et Kaplan (1966) que les études caryologiques de Morescalchi (1973) s'y opposent. Or, selon Estes (1970), les Bufonidae n'auraient pas vécu en Amérique du Nord avant le Miocène, alors qu'on les rencontre dans l'Éocène européen et le Paléocène sud-américain.

Nous voici donc amenés à une conception diamétralement opposée à celle de Matthew et de Noble. Les Anoures supérieurs sont nés dans les régions tropicales. Il est fort probable que les Leptodactylidae dispersés sur les continents gondwaniques en train de dériver, étaient fort voisins de leur sur-

vivants australasiens, africains et seychellois, car les Sooglossinae ne sont sûrement pas des Pelobatidae comme le croyait Noble (1931) ni des Ranidae comme l'a récemment écrit Griffiths (1960), leur musculature fémorale ranoïde existant aussi chez certains Myobatrachinae et leur ceinture scapulaire étant arcifère.

Les Leptodactylidae sud-américains se sont assez sensiblement écartés de ce stock ancestral, mais n'ayant acquis aucun des quelques caractères auxquels on accorde traditionnellement une plus grande importance, ils sont restés dans la même famille. Il semble que l'Amérique du Sud ait été un centre d'évolution important pour les Anoures. Le Paléocène brésilien contient des restes, non seulement de Leptodactylidae, mais aussi de Bufonidae (Estes, in litt.) et de Hylidae. Leur origine est fort probablement bien antérieure, donc crétacée et on peut difficilement la situer ailleurs qu'en Amérique du Sud. La diversité des genres et espèces néotropicaux le suggère irrésistiblement pour les Hylidae.

Quant aux Bufonidae, j'ai recours à l'argument qui m'avait déjà fait considérer l'Amérique du Nord comme leur continent d'origine : cette famille a dû prendre naissance loin des rivages de l'Océan Indien parce que, malgré sa vitalité et ses talents expansionnistes, elle n'a pas atteint Madagascar ni la Papouasie. Il est donc peu vraisemblable qu'elle soit née en Asie tropicale comme beaucoup (Reig, Estes, Morescalchi) le pensent encore actuellement, puisque les Ranidae qui, eux, ont certainement pris naissance dans les régions tropicales de l'Ancien Monde, sont à présent communs à Madagascar comme en Nouvelle Guinée. Et si on supposait que les Bufonidae sont plus récents que les Ranidae, comment expliquer alors qu'ils constituent une partie importante de la faune néotropicale, alors que les Ranidae n'y ont pris pied que tout récemment et y progressent lentement ? Si, suivant Estes, l'Amérique du Nord est exclue jusqu'au Miocène, il ne reste plus que l'Amérique du Sud. Il y a néanmoins une sérieuse difficulté, c'est que les Bufonidae ne semblent pas avoir attendu le Miocène pour se répandre à la surface du globe. Ils sont aussi très nombreux en Afrique et assez nombreux en Asie, et surtout on les trouve en Europe à l'Éocène (Estes, in litt.). Ceci semble indiquer qu'ils ont atteint l'Amérique du Nord au début du Tertiaire (la paléontologie des Mammifères montre que ce fut possible) et le reste s'explique alors tout seul. Mais si les crapauds n'ont pas envahi la zone néarctique avant le Miocène, alors il ne reste plus qu'une route entre l'Amérique du Sud et l'Europe : c'est l'Atlantique Sud et l'Afrique (fig. 4). En ce temps là, l'Atlantique Sud n'était sans doute pas un obstacle aussi difficile à franchir qu'aujourd'hui. Il y a trois autres arguments favorables à cette hypothèse :

- 1) l'étroite parenté entre le grand *Bufo superciliaris* des forêts africaines et le non moins grand *Bufo blombergi* de l'Équateur (Blair, conversation).
- 2) l'existence d'un vaste groupe d'espèces africaines (*B. regularis*, etc.) n'ayant que 20 chromosomes au lieu de 22, qui aurait pu se développer pendant l'isolement de l'Afrique au début du Tertiaire.
- 3) une certaine compatibilité génétique entre *Bufo arenarum* d'Argentine et *B. regularis* d'Afrique (Blair, conversation).

Il y a aussi des arguments défavorables. C'est qu'à part ces crapauds et les Pipidae, les faunes amphibiennes d'Amérique du Sud et d'Afrique sont aussi différentes que possibles, car il n'y a rien de commun entre les Leptodactylidae, Hylidae, Pseudidae, Dendrobatidae et Atelopodidae qui dominent la faune néotropicale et les Ranidae et Hyperoliidae qui dominent la faune africaine. Ensuite, si les Bufonidae ont atteint si tôt l'Afrique, comment ne sont-ils pas arrivés à Madagascar où aucun groupe ne semble avoir pu les concurrencer plus qu'ailleurs.

Que s'est-il passé dans les autres continents au Crétacé ? Il est bien possible qu'en Australie, les soi-disant « Hylidae » soient nés des Leptodactylidae autochtones. On ne voit pas bien en effet comment les Hylidae sud-américains auraient pu atteindre l'Australie à moins d'être apparus beaucoup plus tôt qu'il n'est probable, c'est à dire en même temps que leurs ancêtres Leptodactylidae qui ont trouvé moyen de se différencier considérablement, alors que le genre *Hyla* serait commun aux deux continents. Mais que sait-on de l'anatomie de ces Rainettes ? Fort peu de chose en vérité. Il ne manque pas d'indices qui suggèrent des différences fondamentales, et notamment le caryotype de ce qu'on appelle déjà les Nyctimystinae pour désigner ces « Hylidae » d'Océanie, semble plus primitif que celui des Rainettes sud-américaines (Morescalchi, 1973). Tyler (1971) vient d'ailleurs de montrer que le genre *Hyla* n'existe pas en Australie : il y est remplacé par un genre bien distinct, *Litoria*, dont on peut bien supposer qu'il ne ressemble à *Hyla* que par convergence, comme *Leptopelis* à *Rhacophorus*.



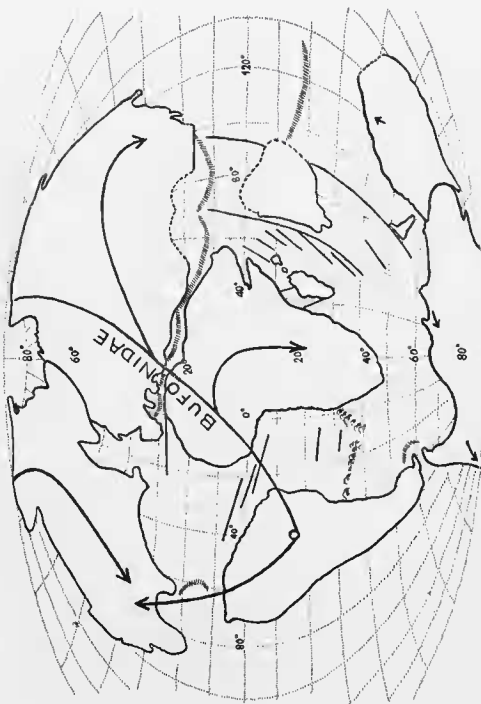


FIG. 4. — Origine et migrations des Bufonidae suivant une hypothèse de Estes ; absence de cette famille en Amérique du Nord avant le Miocène. Disposition des continents à la fin du Crétacé (d'après Dietz et Holden, 1970).

Dans la zone boréarctique, donc laurasienne, rien de nouveau ne semble s'être produit non seulement au Crétacé, mais depuis l'apparition des Pelobatidae. Les groupes anciens ont survécu et ont même prospéré au Crétacé et plus tard seulement, ils ont commencé à céder la place aux familles modernes venues du Sud.

Dans la zone indo-malaise, la péninsule indienne a dû apporter un contingent de Leptodactylidae aujourd'hui éteints mais qui ont pu y faire souche. Selon les idées de Darlington, c'est là même qu'ont dû prendre naissance successivement la plupart des groupes non seulement d'Amphibiens, mais de tous les animaux terrestres et dulcicoles. Mais nous ne pensons pas qu'il y ait de sérieuses raisons d'accorder un tel monopole à une région plutôt qu'à une autre en dehors du fait de sa situation stratégique privilégiée qui lui permet d'écouler ses produits plus facilement. On a généralement pensé que les Ranidae étaient apparus en Asie tropicale ; cela n'a paru longtemps évident et c'est certainement possible.

Cependant, dans ce cas, une autre famille ranoïde a dû prendre son essor avant celle des Ranidae : celle des Microhylidae (fig. 5). Beaucoup d'auteurs (Orton 1953, Hecht 1963, figer 1967) ont accordé au têtard particulier à cette famille une signification capitale ; ils ont pensé que l'absence d'éléments buccaux et péribucaux cornés, et la situation médiane du spiraculum étaient des caractères primitifs indiquant une origine indépendante et très archaïque. Il est indéniable d'autre part que la distribution des Microhylidae a une allure semi-relictuelle : elle est intermédiaire à celle des groupes archaïques et celle des groupes modernes et elle est même moins compacte que celle des Leptodactylidae. Cependant, l'analyse numérique de Kluge et Farris (1969), bien que basée sur un trop petit nombre de caractères (les caractères familiaux traditionnels) est favorable à l'ancienne idée de Boulenger, Noble et Parker, selon laquelle les Microhylidae sont réellement apparentés aux Ranidae. Les investigations cytologiques de Morescalchi (1973) confirment cette manière de voir, puisqu'elles montrent des affinités pour les Ranidae et aussi pour les Myobatrachinae, leurs ancêtres présumés. On peut donc supposer que les Leptodactylidae débarqués en Asie tropicale par le radeau indien appartenaient à cette sous-famille ou en étaient proches et qu'ils ont donné naissance aux Microhylidae. Pourquoi en Asie tropicale ? Mais parce que cette région héberge encore les plus primitifs des Microhylidae, le plus grand nombre d'espèces et surtout de genres et semble être leur centre de dispersion. On conçoit très bien que de l'Inde, de l'Indo-Chine et de l'Indonésie, il fut facile d'embarquer tout d'abord l'Asie tempérée, la Papouasie et Madagascar qui devait être plus accessible qu'aujourd'hui pour des faunes asiatiques, ensuite l'Afrique où la famille n'est pas aussi richement représentée qu'ailleurs et enfin les Amériques. Par quel chemin les Microhylidae ont-ils pu réaliser cette migration ? Comme la famille est richement représentée en Amérique du Sud, il est tentant d'imaginer une migration transatlantique au Crétacé quand l'Atlantique était encore étroit et peut-être même coupé en deux par un isthme. Toutefois, les Microhylidae sud-américains ne sont pas apparentés aux groupes africains qui sont aussi différenciés et isolés que les groupes malgaches et papous. Ils sont proches des formes néarctiques et asiatiques, de sorte que l'on est amené à conclure que si anciens que soient les Microhylidae, ils ont quand même emprunté les voies de dispersion classiques du Tertiaire, en particulier l'isthme de Bering, ceci dit sans exclure totalement la possibilité d'une migration africano-brésilienne pour une minorité d'éléments.

Reste l'Afrique. On ne sait presque rien de la faune africaine au Crétacé et rien du Paléocène et du début de l'Éocène. Ce qu'on trouve ensuite est si particulier (les Subungulés) qu'on est fondé à croire que l'Afrique fut isolée au début du Tertiaire et pendant au moins une bonne partie du Crétacé. Des Leptodactylidae qui s'y trouvaient à cette époque ne subsistaient plus que le seul genre sud-africain *Heleophryne*. Il est fort probable que les Microhylidae y sont arrivés d'Asie avant cette période d'isolement. Il est aussi possible, bien que fort douteux, que les Bufonidae soient venus de l'ouest. Enfin, un complexe firmisterne moins spécialisé que les Microhylidae semble bien s'être formé en Afrique à partir des Leptodactylidae. A ce complexe on a donné plusieurs noms de famille : Boulenger (1882) et encore aujourd'hui Poynton (1964) en font une seule famille : les Ranidae. D'autres auteurs, Noble (1931), Ahl (1931), Parker (1934) et plus récemment Inger (1967), Kluge et Farris (1969) et Morescalchi

1. Selon Axelrod cependant, cet événement n'aurait pu être antérieur au Miocène. Dans ce cas, la faune indienne aurait dû avoir un caractère endémique très accentué pendant fort longtemps, surtout à l'Oligocène.

(1973) en séparent les formes arboricoles sous le nom de Rhacophoridae. Cependant, j'ai montré (1951) et Liem (1970) a confirmé que ce groupe est diphylétique et j'ai proposé un troisième nom, les Hyperoliidae, conservant toutefois deux familles seulement, car je substituais à une classification horizontale, un arrangement cladistique. En d'autres mots, je classais les Rainettes asiatiques, c'est à dire les Rhacophorinae dans les Ranidae, aux côtés de leurs ancêtres présumés ayant comme eux un style métasternal osseux et un carpe plus évolué, tandis que les Rainettes africaines, n'ayant pas ces caractères, étaient rapprochées de formes terrestres également alricaines et très semblables à elles en tout ce qui n'est pas impliqué dans les adaptations fondamentales arboricoles et terrestres. Liem (1970) a préféré conserver les trois familles pour souligner le changement essentiel de zone adaptative des formes arboricoles et la parenté des deux groupes, formes terrestres et aquatiques. Meresalchi (1973) a montré la ressemblance étroite existant entre les caryotypes des Hyperoliidae et des Ranidae. On pourrait en conclure que les deux groupes ont un ancêtre commun relativement proche, mais Salthé et Kaplan (1966) situent la divergence entre *Rana pipiens* d'une part et trois espèces du genre *Hyperolius* d'autre part au début de la seconde moitié du Crétacé. Il semble que si cette divergence est aussi ancienne, il est utile d'en rendre compte dans la taxonomie au niveau familial. Les Hyperoliidae primitifs tels que les Astylosterninae montrent encore une arclérie vestigiale que Deckert (1938) a nommé arezonis. Par les caractères qui les distinguent des Ranidae, ils sont plus primitifs qu'eux. On peut donc admettre qu'ils sont apparus en premier lieu. De ces Astylosterninae sont dérivés les Arthroleptinae, les Hyperolidae et peut-être les Hemisinae. Ces derniers ont un intérêt particulier du fait que leur position systématique a été toujours fort énigmatique. On les classait autrefois dans l'ancienne famille des Engystomatidae (devenue aujourd'hui Microhylidae) parce qu'ils en ont l'aspect et l'adaptation fouguseuse, mais on les en a séparés pour les inclure dans les Ranidae, surtout à cause de leur tétard semblable à celui des grenouilles de cette famille et totalement différent de celui des Microhylidae. Faute de discerner d'évidentes affinités, j'ai pensé que l'absence de style métasternal osseux et ce qui m'a semblé une bifurcation du coracéol depuis son extrémité latérale, réalisation d'une tendance caractéristique des Arthroleptinae, justifiait un rapprochement avec ces Hyperoliidae terrestres. Par son caryotype (Meresalchi, 1973), *Hemias* se montre quasi à l'intersection des Myobatrachinae, des Microhylidae et des Ranidae. Il semble donc que ce genre si particulier est un dérivé direct et spécialisé du stock ancestral à peine sorti des Myobatrachinae, encore très proche de la souche des Microhylidae et aussi de celle des Ranidae. Ce groupe là, sûrement très voisin des Astylosterninae doit logiquement être classé dans les Hyperoliidae tels que je les ai conçus.

Un peu plus tard, mais toujours au Crétacé moyen et toujours en Afrique, ont dû apparaître les Ranidae<sup>1</sup>. Le genre africain *Conraua* qui comprend la Grenouille la plus grande du monde (*C. goliath*) est certainement très voisin de la souche de la famille : il est arezone comme les Astylosterninae et les coracéolides s'écartent encore des clavicules comme chez les Leptodactylidae.

La période crétacée dont il faut bien se rappeler qu'elle a duré presque autant que le Cénozoïque tout entier a donc été cruciale pour l'évolution des Anoures. Toutes les grandes familles modernes sauf les Leptodactylidae d'origine probablement jurassique ont dû apparaître pendant ces quelques 60 millions d'années. Voici comment on peut se représenter la distribution des Anoures à la fin de cette ère au moment où la domination des Reptiles s'effondrait.

Dans la région helarctique, la prépondérance devait encore appartenir aux groupes archaïques : Palaeobatrachidae, Discoglossidae, Pelobatidae. Les Rhinophrynidae devaient être assez prospères en Amérique du Nord et fort probablement les Microhylidae envahissaient la zone paléarctique.

Au sud, la prépondérance des groupes anciens était plus menacée, mais les Pipidae se sont bien maintenus, étant à l'abri de toute compétition grâce à leur habitat aquatique. Il est probable que les

1. Tout récemment encore (Copeis, 1972 : 198-201), j'avais soutenu que les Ranidae avaient dû prendre naissance en Asie mais j'ignorais alors les découvertes de Meresalchi (1973) confirmant l'étroite parenté des Ranidae et des Hyperoliidae. Aussi sans exclure absolument ma précédente hypothèse, me suis-je vu contraint d'admettre avec Meresalchi une origine probablement africaine pour les Ranidae aussi bien que pour les Hyperoliidae. Dans ce cas, il est resté possible que les deux lignées soient issues de Leptodactylidae différents quoique sympatrics, mais il est aussi probable que les Ranidae soient dérivés des premiers Astylosterninae.

Asephidae avaient déjà dû céder bien des positions aux Leptodaetyliidae et que du moins en Afrique, en Asie tropicale, même ceux-ci commençaient à reculer devant les Hyperoliidae, les Ranidae et les Microhylidae. A part ces derniers, les groupes nouveaux étaient maintenus dans les trappes que constituaient les continents insulaires qui avaient formé l'ancien Gondwana — mais il est possible que des Hylidae et des Bufonidae (fig. 5) aient pu utiliser les mêmes possibilités que les mammifères américains et déjà prendre pied en Amérique Centrale, sinon en Amérique du Nord, à moins, comme l'implique l'absence de Bufonidae dans le Tertiaire inférieur nord-américain, que leur migration ait eu lieu par l'Afrique. Les Microhylidae ont échappé au piège de l'insularité méridionale non seulement par ce que l'Asie tropicale devait être comme aujourd'hui, largement unie à l'Asie tempérée, mais aussi parce qu'ils ont été probablement plus anciens que leurs cousins africains, ce qui leur a permis d'atteindre l'Afrique avant son isolement. C'est sans doute encore au Crétacé aussi qu'ils ont pris pied à Madagascar et en Papouasie.

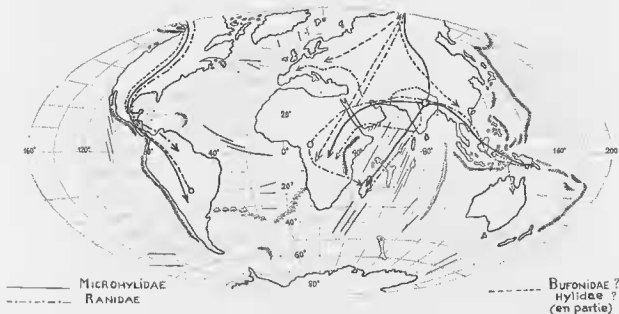


FIG. 5. — Origine et migrations probables des Bufonidae, Hylidae (groupe d'origine néotropicale seulement), Microhylidae et Ranidae.  
Disposition actuelle des continents (d'après Dietz et Holden, 1970).

Certains des échanges faunistiques précités, à savoir ceux qui impliquent l'Amérique du Sud et l'Amérique du Nord, ou l'Afrique et l'Amérique du Sud, ont pu se produire en réalité plus tard, au Paléocène, voire même à l'Éocène.

En dehors d'eux, les Microhylidae ont dû faire tache d'huile dans la zone holartique, aux dépens des Discoglossidae et Pelobatidae.

Les Bufonidae (fig. 5) ont fait irruption en Eurasie à l'Éocène au plus tard : il serait logique de penser qu'ils l'ont fait par l'isthme de Bering, voie de dispersion classique de l'hémisphère Nord, mais suivant Estes, ils auraient dû venir d'Afrique ce qui n'est guère compatible avec l'isolement indiqué par les Subongulés. Il faut toutefois remarquer que cet isolement n'a sans doute pas été absolu, car si les Créodontes et les Primates, par exemple, sont bien parvenus à franchir la barrière, il est possible que les Crapauds en aient fait autant.

Les Ranidae (fig. 5) ont dû aussi sortir de leur isolement africain avant le Miocène, comme le montre l'existence du genre *Rana* en Europe dès l'Oligocène et comme le confirme la présence en Asie tropicale d'un nombre de genres et d'espèces beaucoup plus élevé qu'en Afrique. C'est d'ailleurs pour

cette raison qu'on a cru longtemps que l'Asie, plutôt que l'Afrique, était le berceau des Ranidae et le contraire n'est d'ailleurs pas encore prouvé bien que suggéré par les caractères très primitifs du genre africain *Conraua*. La moins grande richesse de l'Afrique en Ranidae peut s'expliquer par la présence des Hyperoliidae qui occupent évidemment une partie des niches qui, en Asie, sont exploitées par les Ranidae.

Les modifications ultérieures (extinctions, nouveautés et migrations) n'ont vraiment plus rien à voir avec la dérive des continents, puisqu'elles lui sont bien postérieures. Mais pour ne pas laisser inachevée cette histoire zoogéographique des Anoures, je les résumerai brièvement malgré tout. Les Ascaphidae se sont éteints progressivement partout où ils vivaient, sauf en Nouvelle Zélande et dans le nord-ouest des États-Unis où ils ont probablement émigré à la fin du Crétacé. Des Discoglossidae et des Pelobatidae, n'ont survécu que quelques genres et les premiers ont disparu d'Amérique du Nord. Tandis que les Plescobatrachidae s'éteignaient à la fin du Pliocène dans l'hémisphère Nord, les Pipidae survivaient avec succès en Afrique et en Amérique du Sud. Les Leptodactylidae ont réussi à s'implanter en Amérique du Nord, peut-être avant la formation de l'isthme de Panama, mais ils n'ont pas été bien loin, contrairement aux Hylidae qui, installés en Amérique du Nord dès l'Oligocène, ont envahi la zone paléarctique probablement dès le Miocène et contrairement aux Bufonidae qui sont devenus presque cosmopolites. En Amérique du Sud, de petites familles sont apparues à une époque indéterminée et n'ont pas essaimé ailleurs. Des Leptodactylidae sont dérivés des Dendrobatidae et les Pseudidae; des Bufonidae, les Atelopodidae, et des Hylidae, les Centrolenidae.

Les Microhylidae ayant envahi toutes les terres septentrionales au début du Tertiaire ont pu accompagner les Singes ou les Caviomorphes dans leur débarquement en Amérique du Sud, selon l'hypothèse américaine classique encore remise en question aujourd'hui (voir Hoffstetter, Colloque n° 2), sans doute à l'Oligocène, car ils ont encore eu le temps de faire une radiation locale assez impressionnante. Les Ranidae (Fig. 5) les ont suivis de loin et n'ont atteint l'Amérique du Sud qu'au Pliocène ou Pleistocène. Tout comme les précédents, ils ont franchi le détroit de Torrès pour s'installer au Queensland, mais c'est peut-être tout à fait récent. Ils ont aussi envahi Madagascar à au moins deux reprises : une forte pénétration ancienne (Éocène, Oligocène) venant d'Asie et une pénétration très superficielle récente venant d'Afrique. En outre, il y a eu un ou deux retours d'Asie en Afrique, un relativement ancien (Miocène ?) avec le genre *Chironomantis* et un plus récent (Pliocène ou Pleistocène) avec les genres *Dicroglossus* (« *Rana occipitalis* ») et *Hylarana*.

Quant aux Hyperoliidae, ils sont restés confinés à l'Afrique continentale, sauf un genre assez primitif des Seychelles et quelques émigrants assez récents à Madagascar.

Telle est l'histoire du peuplement des Amphibiens à la surface du globe comme on peut se la représenter dans l'état actuel de nos connaissances. Il est certain que d'énormes lacunes restent encore à combler et que de grosses erreurs apparaîtront dans l'avenir, voire même aujourd'hui, car les découvertes vont vite actuellement et il suffirait d'une seule, par exemple celle d'un Leptodactylide authentique, dans le Crétacé ou le Paléocène de Mongolie pour mettre à bas la synthèse que je me suis efforcé de réaliser ici.

Depuis que cet essai a été écrit, un travail de McKenzie et Solater (1973, *The Evolution of the Indian Ocean*, Scientific American, 228, n° 5 : 63-72) a fourni quelques raisons de reviser ou plutôt de préciser mes idées en ce qui concerne l'origine géographique possible des Microhylidae.

Il y a 75 millions d'années, donc tout à la fin du Crétacé, l'Inde était une île située à quelques 550 km à l'est de Madagascar. Depuis lors, elle vogua vers le nord, assez rapidement d'ailleurs, pour atteindre l'Asie en 30 millions d'années, environ vers la fin de l'Éocène. Pendant ce voyage l'Inde est restée plus ou moins reliée aux Seychelles par des guirlandes d'îles Laquedives, Maldives, Mascareignes) qui ont été en s'étirant au fur et à mesure que le micro-continent s'éloignait vers le nord, mouvement qui semble s'être poursuivi après la grande collision, provoquant d'énormes plissements de l'Himalaya.

Si l'Inde s'est séparée des autres terres gondwaniennes pendant le Jurassique, son isolement a duré environ cent million d'années. C'est plus qu'il n'en faut pour constituer une faune très originale et d'autant plus originale sans doute, qu'un espace relativement réduit passe pour favoriser une sélection centrifuge (diversifiante) plutôt qu'une sélection centripète (stabilisante) et que les changements de climat subis au cours de cette dérive ont dû encore renforcer cette influence.

Les Microhylidae sont plus spécialisés et aberrants que les Ranidae et les Hyperoliidae. Leur distribution à la fois plus vaste et plus fragmentée suggère une origine plus ancienne, mais peut s'expliquer autrement : Un groupe aussi singulier a pu rencontrer moins d'obstacles à son expansion que des grenouilles et crapauds sans originalité et de ce fait plus exposés à la compétition d'autres formes pareillement ordinaires.

L'hypothèse que nous suggèrent les considérations précédentes est que la singularité de ces Amphibiens résulte d'une évolution en vase clos sur le radeau Indien pendant sa traversée de l'Océan du même nom. Dérivés, comme les Hyperoliidae et les Ranidae en Afrique, de Myobatrachidae gondwanien, ils ont pu rapidement acquérir des caractères plus spécialisés. La proximité d'îles assez nombreuses et minuscules leur a permis d'atteindre bientôt Madagascar, l'Afrique et sans doute l'Asie avant même qu'un contact continental réel se soit établi. On sait que ce genre de dispersion ne s'opère pas par la migration de vastes populations, mais bien par le débarquement fortuit de groupes minuscules. Dans ce cas, le « Founder Principle » de Mayr a dû s'appliquer à plusieurs reprises et l'évolution a dû prendre l'allure d'une radiation adaptative modeste sans doute, mais en accord avec la spécialisation et la diversité des Microhylidae.

*Remerciements.* Il m'est agréable d'exprimer ici ma gratitude au Professeur Théodore Monod qui m'invita à participer à ce Congrès, à mes collègues R. Estes et O. Reig qui m'autorisèrent aimablement à me servir de leur manuscrit et au Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas de la République Argentine dont j'ai utilisé le subside n° 2342 C/70 lorsque j'ai rédigé ce travail. Je remercie aussi bien vivement les Autorités de l'Université Nationale de Tucumán pour m'avoir autorisé à faire le voyage qui fut également payé par leurs soins.

## BIBLIOGRAPHIE

- ARL (E.), 1931. — Anura III — Polypedatidae. *Das Tierreich*, **65** : t-xvi, 1-477.
- AUDLEY (C. M.), 1906. — Mesozoic palaeogeography of Australasia. *Palaeogr. Palaeoclim. Palaeoecol.*, **2** : 1-25.
- BANNIKOV (A.G.), 1958. — Die Biologie des Froschzahnmolechs *Ranodon sibiricus* Kessler. *Zool. Jahrb., Abt. Syst.*, **86** : 245-252.
- BOULENGER (G. A.), 1882. — Catalogue of the Batrachia Salientia S. caudata in the collection of the British Museum. *Brit. Mus. London*, XVI, 593 p.
- BOULENGER (G. A.), 1910. — Les Batraciens et principalement ceux d'Europe. Doin, Paris.
- BRUNDIN (L.), 1966. — Transantarctic relationships and their significance as evidenced by chironomid midges, with a monograph of the subfamilies Podonominae and Aphroteniinae and the ancestral Haplomyia. *Kiagl. Svenska Vetensk. Handl., Fjärde Serien*, **11**, n° 1 : 1-472.
- DARLINGTON (P. J. Jr.), 1965. — Biogeography of the southern end of the world. Cambridge, Mass., 236 pp.
- DECHERT (K.), 1938. — Beiträge zur Osteologie und Systematik ranider Froschlurche. *Sitzb. naturf. Ges. Freunde*, Berlin : 127-184.
- DIETZ (R. S.) & HOLDEN (J. C.), 1970. — The break-up of Pangaea. *Scient. Amer.*, **223**, 4 : 30-41.
- ESTES (R.), 1965. — Fossil salamanders and salamander origin. *Amer. Zool.*, **5** : 319-334.
- ESTES (R.), 1969. — The Batrachosauriidae and Scapherpetontidae, late Cretaceous and early Cenozoic salamanders. *Copeia* : 225-234.
- ESTES (R.), 1970. — New fossil pelobatid frogs and a review of the genus *Eopelobates*. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, **139** : 293-339.
- ESTES (R.), 1970. — Origin of the recent North American lower Vertebrate Fauna : an inquiry into the fossil Record. *Forma et Functio*, **3** : 139-163.
- ESTES (R.) & REIG (O.), 1973. — Review of Mesozoic Frogs in "Evolutionary Biology of Anurans". Univ. of Missouri Press.
- GRIFFITHS (I.), 1960. — The phylogenetic status of the Scoglossinae. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, (13) **2** : 626-640.
- GRIFFITHS (I.), 1963. — The phylogeny of the Salientia. *Biol. Rev.*, **38** : 241-292.
- HECHT (M.), 1962. — A reevaluation of the early history of the frogs. Part I. *Syst. Zool.*, **11** : 39-44.
- HECHT (M.), 1963. — A reevaluation of the early history of the frogs. Part II. *Syst. Zool.*, **12** : 20-35.
- INGER (R. F.), 1967. — The development of a phylogeny of frogs. *Evolution*, **21** : 369-384.
- KLUGE (A. G.) & FARRIS (J. S.), 1969. — Quantitative phyletics and the evolution of Anurans. *Syst. Zool.*, **18** : 1-32.
- LAURENT (R. F.), 1947. — La disposition des dents vomériennes chez les Urodèles et son importance phylogénétique. *Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belgique*, **23** (11) : 1-4.
- LAURENT (R. F.), 1951. — Deux Reptiles et onze Batraciens nouveaux d'Afrique centrale. *Rev. Zool. Bot. Afr.*, **44** : 360-381.
- LAURENT (R. F.), 1951. — Sur la nécessité de supprimer la famille des Rhascophoridae mais de créer celle des Hyperoliidae. *Rev. Zool. Bot. Afr.*, **45** : 116-122.
- LAURENT (R. F.), 1964. — Adaptive modifications in frogs of an isolated highland fauna in Central Africa. *Evolution*, **18** : 458-467.
- LIEM (S. S.), 1970. — The morphology, systematics and evolution of the Old World tree frogs. *Fieldiana Zool.*, **57** : 1-145.
- LYNCE (J. D.), 1971. — Evolutionary relationships, Osteology and Zoogeography of Leptodactylid Frogs. *Misc. Publ. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas*, **53** : 1-238.
- MARTIN (H.), 1968. — A critical review of the evidence for a former direct connection of South America with Africa : 25-33, in FITTKAU E. J. & AI (ed.). *Biogeography and ecology in South America. I.* The Hague.
- MELVILLE (R.), 1960. — Continental drift, mesozoic continents and the migrations of the Angiosperms. *Nature*, **211** (n° 5045) : 116-120.

- MORESCALCHI (A.), 1968. — Hypotheses on the phylogeny of the Salientia based on karyological data. *Experientia*, **24** : 964-966.
- MORESCALCHI (A.), 1973. — Amphibia. in Capanna E. & A. B. Chiarelli, Ed. "Cytotaxonomy and Vertebrate Evolution" Acad. Press.
- NEVO (E.), 1968. — Pipid frogs from the early Cretaceous of Israel and Pipid evolution. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, **136** : 255-318.
- NOBLE (G. K.), 1931. — The biology of the Amphibia. New York, Mc Graw Hill, 577 pp.
- ORTON (G. L.), 1953. — The bearing of larval evolution on some problems in frog classification. *Syst. Zool.*, **6** : 79-86.
- PARKER (H. W.), 1934. — A monograph of the frogs of the family Microhylidae. *Brit. Mus., London*, VIII, 208 pp.
- POYNTON (J. C.), 1964. — The Amphibia of Southern Africa : a faunal study. *Ann. Natal Mus.*, **17** : 1-334.
- SALTRE (S. N.) & KAPLAN (N. O.), 1966. — Immunology and rates of enzyme evolution in the Amphibia in relation to the origin of certain taxa. *Evolution*, **20** : 603-616.
- TYLER (M. J.), 1971. — The phylogenetic significance of voeal structure in Hyllid Frogs. *Univ. Kansas Publ. Mus. Hist. Nat.*, **19**, (4) : 319-360.
- VALENCIO (D. A.), EMBLETON (B. J. J.) & VILAS (J. F. A.), 1971. — Reconstrucción y evolución del continente Gondwana sobre la base de datos paleomagnéticos y de la propagación de los fondos de los océanos. *Rev. Asoc. Geol. Arg.*, **26** (1) : 1-23.
- WAKE (D.), 1966. — Comparative osteology and evolution of the lungless salamanders family Plethodontidae. *Mem. Soc. Calif. Acad. Sci.*, **4** : 1-111.

\* Fundación Miguel LILLO  
SAN MIGUEL DE TUCUMAN, Argentine.